Jl S. Afr. Bot. 46 (2): 173–192 (1980)

SAADVERSPREIDING VAN ENKELE VERTEENWOORDIGERS VAN DIE MESEMBRYANTHEMACEAE

Margaretha W. van Rooyen, Antoinette Barkhuizen en Suzanne E. Myburgh

(Departement Plantkunde, Universiteit van Pretoria)

Uittreksel

'n Verband word aangetoon tussen die saadverspreidingspatroon van 'n spesie en die morfologie van die spesie se kapsule. Strukture soos hokvlerke en plasentale knoppe bevorder ruimtelike saadverspreiding, terwyl die voorkoms van hokvlerke die tempo van saadvrystelling vertraag. By kapsules sonder hokvlerke kan al die sade binne een reënbui vrygestel word, terwyl slegs 'n gedeelte van die sade binne een reënbui vrygestel word by kapsules wat hokvlerke besit. Die voorkoms van saadsakkies in 'n kapsule kan ook die vrystelling van 'n gedeelte van die sade verhoed.

Abstract

SEED DISTRIBUTION OF SOME REPRESENTATIVES OF THE MESEMBRYANTHEMACEAE

The pattern of seed dispersal of a species is correlated to the morphology of the capsule of the species. Structures such as supralocular membranes and placental tubercles improve dispersal in space, whereas the tempo of seed dispersal is lowered by the presence of supralocular membranes. Capsules without these covering membranes can disperse all their seeds during one shower, whereas only a part of the seeds within a capsule is dispersed during a single shower when these membranes are present. Seed pockets can also prevent the dispersal of a part of the seeds within a capsule.

Inleiding

Verteenwoordigers van die Mesembryanthemaceae kom hoofsaaklik in dorre en woestynagtige gebiede voor. Nie alleen toon die vegetatiewe uitbeelding van hierdie plantsoorte velerlei aanpassings by hul omgewing nie, maar ook ten opsigte van hul saadverspreidingsmeganisme is hierdie plantsoorte by hul dorre habitat aangepas. Feitlik alle lede van die Mesembryanthemaceae besit higrochastiese saadkapsules, dit wil sê die kapsules is in die droë toestand geslote en sodra hulle met water in aanraking kom, voer hulle bewegings uit waardeur die kapsules oopgaan, sodra die kapsules weer uitdroog, gaan hulle weer toe. Saadverspreiding by higrochastiese plantsoorte kan dus slegs tydens reënweer plaasvind, terwyl die sade in 'n droë atmosfeer in die kapsules ingesluit bly. Aangesien saadverspreiding dus vir lang periodes verhinder word, word higrochasie as een van die antitelechoriese saadverspreidingsmeganismes beskou (Zohary, 1937; Van der Pijl, 1972).

Vir publikasie aanvaar 22 Augustus 1979.

Die Bou van die Kapsule van die Mesembryanthemaceae

Die eenvoudigste tipe kapsule bestaan basies uit 'n aantal vrughokke wat deur egte tussenskotte van mekaar geskei word en in die droë toestand aan die bokant deur kleppe bedek word. Die oopgaan van die kapsule in 'n vogtige atmosfeer word deur die kielweefsel veroorsaak wat in die binnekant van die klep geleë is (Fig. 1a–f). Sodra die kielweefsel met water in aanraking kom, swel die selle en veroorsaak dat die kleppe na buite uitgeforseer word (Steinbrinck, 1883; Straka, 1955; Winkler, 1957; Volk, 1961). Wanneer die kleppe oopvou, word daar by sommige spesies dun membraanagtige aanhangsels aan die kleppe gesien wat na buite oopvou en as klepvlerke bekend staan (Fig. 1b, c, d). By sommige genera, byvoorbeeld onder die Aptenioideae, vorm die klepvlerke sakkies wat oor die kleppe lê en nie na buite oopvou nie.

By die meer gevorderde kapsuletipes word gevind dat elke vrughok aan die bokant deur twee hokvlerke bedek word (Fig. 1c-f). Hierdie hokvlerke kan slegs as some aan die rande van die tussenskotte sigbaar wees of hulle kan die vrughokke feitlik volkome aan die bokant bedek. Die buitenste rand van die vrughok, in die omgewing waar die kielweefsel differensieer, word egter nooit deur hokvlerke bedek nie. Hierdie opening van die vrughok word by die gevorderdste tipes deur 'n swelsel van die plasenta, die plasentale knop (Fig. 1d-f), gedeeltelik gevul.

Saadverspreiding

Uit die voorafgaande beskrywing blyk dit dat hoe meer gevorderd die kapsule word, hoe beter is die strukture ontwikkel om die sade in die vrughokke ingesluit te hou selfs nadat die kleppe oopgevou het. Hierdie insluiting van die sade in die kapsules het verskeie navorsers geïnspireer om die meganisme van saadvrystelling na te gaan.

Reeds in 1883 het Steinbrinck op die higrochastiese openingsmeganisme van die kapsules van die Mesembryanthemaceae gewys. Hy meen dat die sade teen die verdorrende invloed van direkte sonstraling beskerm word wanneer hulle in die kapsule ingesluit bly. Hy verkeer egter onder die wanindruk dat die wind die kapsules as 'n geheel versprei. Kerner von Marilaun (1891) noem slegs dat die sade deur reën uit die kapsules gewas word en gee geen verdere verklaring nie. Marloth (1894) beskryf die kapsules van die Mesembryanthemaceae as higrometers: "When the air is damp the flat capsules are closed with a more or less hemispherical top, in the warm sunshine however, the outer tissues of the wall dries and contracts to such an extent that the teeth become quite recurved, forming a pretty star and allowing the seeds to escape from the open capsule when shaken by wind". In werklikheid is dit net die teenoorgestelde wat plaasvind. Hierdie foutiewe opvatting van Marloth (1894) het hy egter later reggestel, onder meer in *The Flora of South Africa* (Marloth, 1913).

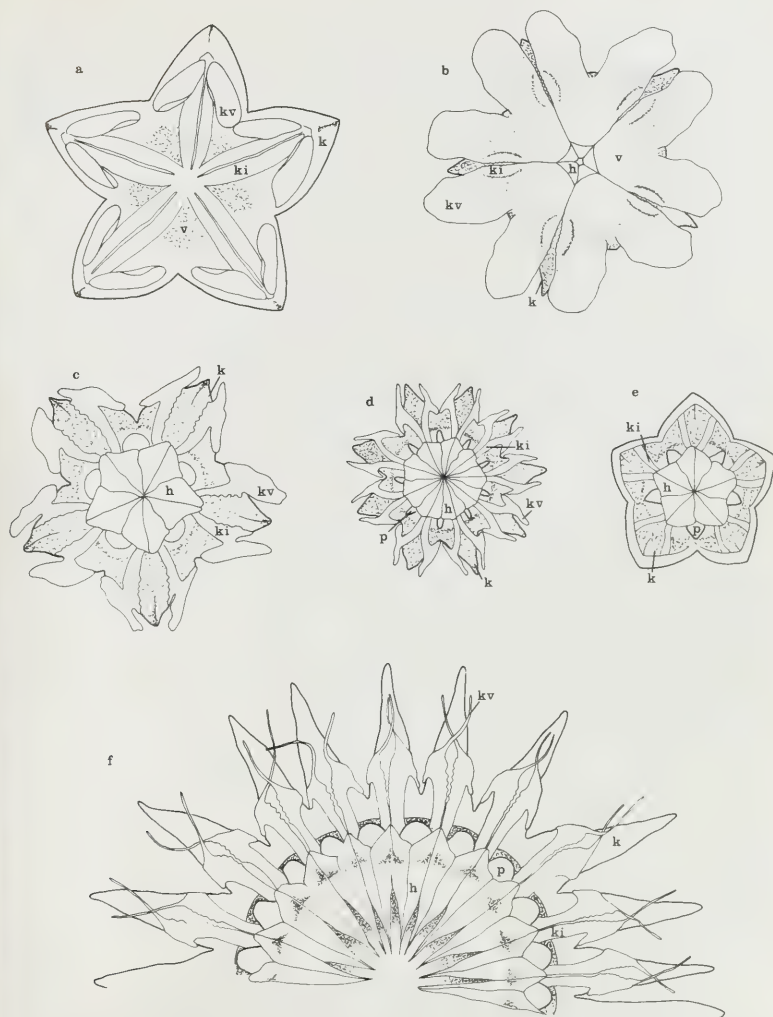


FIG. 1.

'n Bo-aansig van die kapsules van
a. *Mesembryanthemum karrooense*
b. *Micropterum papulosum*
c. *Lampranthus godmaniae*
d. *Polymita albiflora*
e. *Ruschia tribracteata*
f. *Cheiridopsis candidissima*
h = hokvlerk; k = klep; ki = kiel; kv = klepvlerk; p = plasentale knop; v = vrughok

Berger (1908) was die eerste outeur wat met behulp van vallende waterdruppels kon vasstel dat die sade deur reëndruppels uit die kapsules geslinger word. Hy meen dat die eerste paar druppels wat op die vrug val, slegs die vrughokke met water vul sodat die sade net onder die hokvlerke lê. As daar dan 'n verdere reëndruppel op die rand van die vrug val, na aan die uitgang van die vrughok, dit wil sê waar die plasentale knop geleë is, oefen dit 'n druk op die water in die vrughok uit en veroorsaak dat die water in die middel van die hok opwaarts gestoot word en die sade op hierdie manier deur die spleet tussen die hokvlerke geforseer word.

Alhoewel Brown asook Bolus aanvaar dat dit reëndruppels is wat die sade uit die kapsules vrystel, staan hulle skepties teenoor Berger se verklaring van die meganisme (Ihlenfeldt, 1959). Volgens Garside en Lockyer (1930) meen Huber ook dat reëndruppels vir die saadverspreiding verantwoordelik is maar glo nie dat die reëndruppels die sade direk uit die kapsules by tipes met hokvlerke kan uitslinger nie.

In 1930 het Garside en Lockyer die resultate van 'n reeks proewe met kapsules van *Carpanthea pomeridiana* gepubliseer. Hulle kon bewys dat die vallende waterdruppel op die buitenste rand van die kapsule moes val om doeltreffend te wees en dat die sade in die middel van die kapsule vrykom en dan oor die kapsule geskiet word. Verder beweer Garside en Lockyer (1930) dat strukture soos hokvlerke nie veroorsaak dat die sade binne een kapsule geleidelik in opeenvolgende reënbuie uitgestrooi word nie.

Lockyer het in 1932 sy verdere bevindings in verband met die saadverspreiding van die Mesembryanthemaceae gepubliseer. Hierdie keer het hy met die kapsules van *Bergeranthus scapigerus* en *Dorotheanthus bellidiformis*, wat albei goed ontwikkelde hokvlerke besit, geëksperimenteer. In die een geval het hy die hokvlerke uitgedissekteer en gevind dat wanneer waterdruppels op so 'n kapsule val, die saad nie so ver vanaf die kapsule beland as wanneer die hokvlerke aanwesig is nie, maar dat die tempo van saadvrystelling hoër is wanneer die hokvlerke verwyder is. Weer eens beklemtoon Lockyer egter sy mening dat die hokvlerke nie verhoed dat al die sade van een kapsule binne een reënbui vrygelaat word nie.

Volk (1961) het soortgelyke eksperimente uitgevoer waar hy die uitstrooiing van die sade vergelyk het by:

a. kapsules sonder hokvlerke of plasentale knoppe;
b. kapsules met hokvlerke sonder plasentale knoppe en
c. kapsules met hokvlerke en plasentale knoppe.

Sy bevindings dui daarop dat die afstande wat die sade van die kapsule uitgestrooi word, van groep a na c toeneem, terwyl die tempo van vrystelling van groep a na c afneem.

In die huidige studie is eerstens die afstande van uitstrooiing asook die tempo van uitstrooiing by ses verskillende spesies ondersoek. Hierdie ses spesies vorm 'n

reeks vanaf spesies met primitiewe soorte kapsules wat geen hokvlerke of plasentale knoppe besit nie, na die spesies met kapsules waar albei hierdie strukture voorkom. Die organografiese uitbeelding van die sade van die ses verskillende spesies is ook nagegaan vir 'n moontlike verband tussen saadvorm en afstand van uitstrooiing.

In die tweede reeks eksperimente is die saadverspreiding van *Cheiridopsis candidissima* vergelyk tussen:

a. "normale" kapsules waar beide die hokvlerke en plasentale knoppe nog aanwesig was,
b. kapsules waarvan slegs die plasentale knoppe verwyder was en
c. kapsules waarvan slegs die hokvlerke verwyder was.

Materiaal en Metode

Die kapsules en saad van al ses spesies wat ondersoek is, is op die Hester Malan-natuurreservaat naby Springbok in Namakwaland (Rösch, 1977) versamel. Die oppervlakke van die sade is met behulp van 'n aftaselektronmikroskoop ondersoek.

Vir die bepaling van die afstande waaroor die saad uit 'n kapsule geslinger is, is die vloer van die laboratorium met 'n 4 × 4 m stuk wit papier bedek. Konsentriese sirkels met 0,2 m intervalle is om die middelpunt van die papier getrek. Die basis van 'n oop kapsule is in 'n stuk speelkraamklei geplaas sodat die boonste oppervlak van die kapsule so na as moontlik horisontaal georiënteer was en die klei plus kapsule is by die middelpunt van die konsentriese sirkels geplaas. 'n Mediese binne-aarse drupapparaat (Plexitron R41) met 'n 0,8 × 38 naald aan die punt van die drupbuis is so opgestel dat die druppels van 'n hoogte van 2 m teen 'n tempo van 90 per minuut op die oop kapsule geval het. Die gemiddelde massa van 'n druppel was naastenby 12,5 mg en die gemiddelde deursnee was naastenby 2,88 mm. 'n Oop kapsule is eerstens vir vyf minute onder die vallende druppels geplaas waarna die eksperiment gestaak is. Die posisies waarheen die sade uitgestrooi was, is aangeteken en daarna is die sade van die papier verwyder. Die proses is vir 'n verdere vyf minute herhaal, daarna weer vir 20 minute en laastens vir twee en 'n half uur wat 'n totaal van drie uur blootstellingstyd gegee het. Daarna is die aantal sade wat nog in die kapsule oorgebly het, getel. Ten minste twee herhalings is vir elke spesie gebruik, maar afhangende van die aantal sade per kapsule is 'n verskillende aantal kapsules per spesie ondersoek om 'n minimum van 50 sade wat uitgestrooi is, te verkry.

In die tweede reeks eksperimente waar verskillende kapsules van *Cheiridopsis candidissima* vergelyk is, is konsentriese sirkels met 0,1 m intervalle rondom die kapsules getrek en die aantal sade binne elke konsentriese sone is na vyf minute, 'n verdere vyf minute en 'n verdere 20 minute (totaal 30 minute blootstellingstyd) getel. Eerstens is die ongewysigde kapsules van *Cheiridopsis candidissima* geneem, daarna is kapsules geneem waarvan die plasentale knoppe uitgedissekteer

TABEL 1

Kenmerke van die kapsules van ses verskillende spesies wat ten opsigte van saadverspreiding vergelyk is

	Mesembryanthemum karrooense	*Micropterum papulosum*	*Lampranthus godmaniae*	*Polymita albiflora*	*Ruschia tribracteata*	*Cheiridopsis candidissima*
Aantal vrughokke	5	5	5	8–10	5	16–20
Hokvlerke	Afwesig	Klein	Aanwesig	Aanwesig	Aanwesig	Aanwesig
Plasentale knoppe	Afwesig	Afwesig	Afwesig	Aanwesig	Aanwesig	Aanwesig
Saadsakkies	Afwesig	Swak ontwikkel	Afwesig	Afwesig	Afwesig	Afwesig

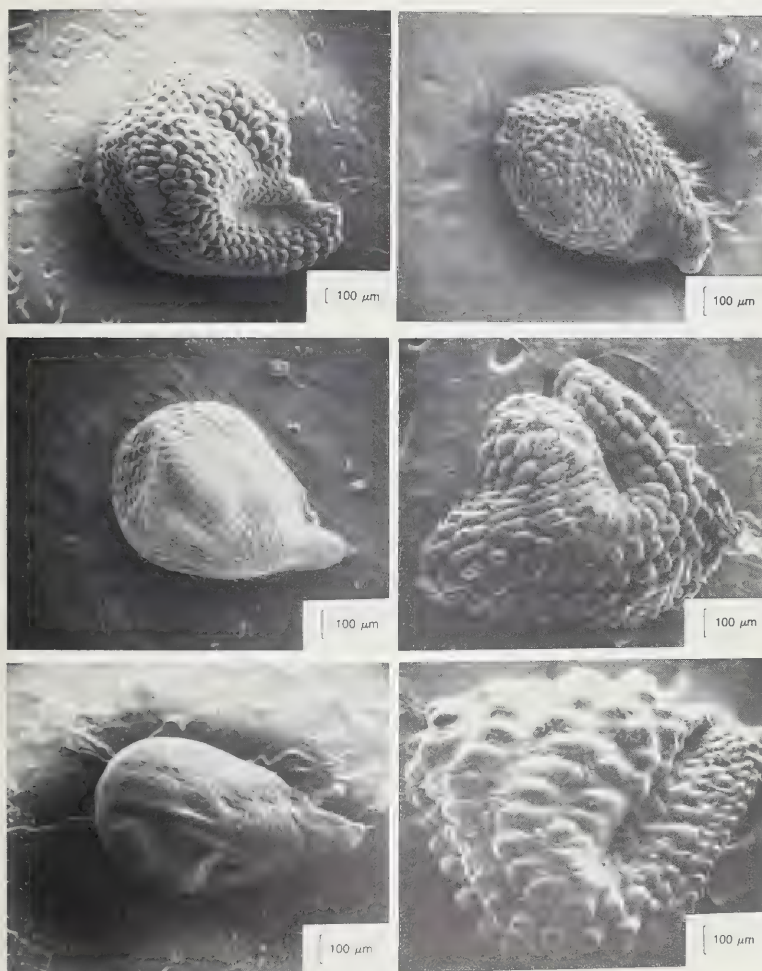


FIG. 2.
Oppervlakaansig van die sade van
a. *Mesembryanthemum karrooense*
b. *Micropterum papulosum*
c. *Lampranthus godmaniae*
d. *Polymita albiflora*
e. *Ruschia tribracteata*
f. *Cheiridopsis candidissima*

was en derdens is kapsules waarvan die hokvlerke uitgedissekteer was, ondersoek. In elke geval is daar drie herhalings gedoen.

Resultate en Bespreking

Die hoofkenmerke van die kapsules wat vergelyk is, word in Tabel 1 opgesom. In Figuur 2 word 'n aftaselektronmikrograaf van die saad van elk van die spesies afgebeeld. In Figuur 3 word die persentasies sade wat in verskillende konsentriese sones vanaf die kapsules te lande gekom het as histogramme aangegee. Hierdie waardes is as persentasies van die totale aantal sade wat die kapsule verlaat het, bereken. Verder word daar in Figuur 4 aangetoon watter persentasie van die totale aantal sade wat oorspronklik in die kapsule was, na die verskillende tydsintervalle nog in die kapsule oor was.

Mesembryanthemum karrooense

Van al die ondersoekte soorte, is die kapsules van *Mesembryanthemum karrooense* (Fig. 1a) die eenvoudigste. Dit bestaan uit vyf relatief smal, diep vrughokke en is die enigste van die ses ondersoekte soorte met aksiale plasentasie. Die kiele lê langs mekaar in die middel van elke klep. Geen hokvlerke kom voor nie maar goed ontwikkelde klepvlerke wat oor die kleppe lê en sakkies vorm, is teenwoordig. Die sade van *M. karrooense* is naastenby D-vormig en het 'n baie growwe oppervlak (Fig. 2a) en besit 'n gemiddelde massa van 0,22 mg.

Die eksperimentele resultate (Fig. 3a) toon aan dat die grootste persentasie (55,12 %) van die sade binne die eerste 0,2 m vanaf die kapsule te lande gekom het en dat 90,29 % van die vrygestelde sade binne 0,6 m van die kapsule beland het. Die afstand wat die verste saad vanaf die kapsule bereik het, was 1,26 m. Binne die eerste vyf minute van die eksperiment is die grootste persentasie (78,22 %; Fig. 4a) van die sade vrygestel en na afloop van die drie uur het geen sade in die kapsules oorgebly nie.

Micropterum papulosum

In 'n bo-aansig het die oop kapsule van *Micropterum papulosum* (Fig. 1b) ook 'n baie primitiewe struktuur. Die kapsule bestaan uit vyf vrughokke wat slegs in die sentrale gedeelte deur swak ontwikkelde hokvlerke bedek word. Die plasentasie is parietaal en geen plasentale knoppe kom voor nie. Die twee kiele aan die binnekant van elke klep verloop feitlik ewewydig aan mekaar en aan elke klep kom twee groot klepvlerke voor. In 'n lengtesnee deur 'n kapsule van *M. papulosum* word egter gevind dat die kapsule nie so primitief is nie aangesien swak ontwikkelde saadsakkies (Ihlenfeldt, 1959) voorkom. Aan die basis van elke vrughok word naamlik 'n sogenaamde plasentale tussenskot gevorm waardeur die plasenta gelig word. Alhoewel die holtes wat sodoende aan weerskante van die plasentale tussenskot gevorm word, nie volkome van die res van die vrughok

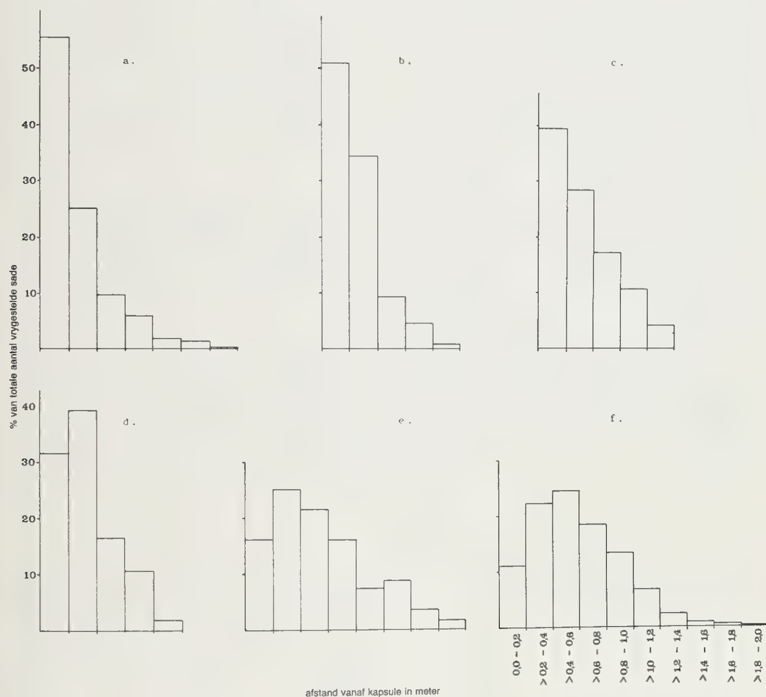


FIG. 3.
Persentasies van die vrygestelde sade wat in 0,2 m konsentriese sones vanaf die kapsule beland het as gevolg van vrystelling deur vallende waterdruppels, by
a. *Mesembryanthemum karrooense*
b. *Micropterum papulosum*
c. *Lampranthus godmaniae*
d. *Polymita albiflora*
e. *Ruschia tribracteata*
f. *Cheiridopsis candidissima*

afgegrens is nie, is die plasenta aan die bokant effens geswel sodat die opening van die holte vernou is. Normaalweg ontwikkel daar een tot twee sade in elk van hierdie saadsakkies. Die opening aan die bokant van hierdie saadsakkies is egter nog steeds groot genoeg vir 'n saad om daardeur te ontsnap na die hoofholte van die vrughok sodat daar geen sprake van egte paraspermie (Schwantes, 1952) is nie. Die vorm van die sade van *M. papulosum* is ook naastenby D-vormig (Fig. 2b) maar die oppervlak van die sade is minder grof as dié van *Mesembryanthemum karrooense*. Die gemiddelde massa van die sade van *Micropterum papulosum* is 0,60 mg.

Wanneer die eksperimentele resultate (Fig. 3b) van *Micropterum papulosum* nagegaan word, word gevind dat die grootste persentasie (50,79 %) van die sade wat uitgeskiet is, binne 0,2 m vanaf die kapsule geval het. Slegs 5,55 % van die sade wat uitgeskiet is, het verder as 0,6 m vanaf die kapsule te lande gekom met die verste saad 0,94 m vanaf die kapsule.

Die tempo van saadvrystelling tydens die duur van die eksperiment (Fig. 4a) toon aan dat die grootste persentasie van die oorspronklike aantal sade in die kapsule (50,80 %), tydens die eerste vyf minute van die eksperiment vrygestel is. Opvallend is egter die redelike hoë persentasie (32,62 %) van die oorspronklike aantal sade in die kapsule, wat na afloop van die eksperiment nog in die kapsule agtergebly het.

Lampranthus godmaniae

Die kapsule van *Lampranthus godmaniae* (Fig. 1c) is vyfhokkig en elke vrughok word aan die bokant deur goed-ontwikkelde hokvlerke bedek. Wanneer die kleppe oopgaan, kan die twee kiele wat van mekaar divergeer aan die binnekant van elke klep waargeneem word asook die duidelike klepvlerke wat dan uitsprei. Geen plasentale knoppe kom voor nie, maar die funikulusse aan die buitenste rand van die plasenta vorm 'n digte ineengestrengelde massa wat tot 'n mate die buitenste opening van die vrughok versper. By *L. godmaniae* word dus gevind dat selfs al is die kleppe van die kapsule oopgevou, lê die sade nie direk aan die omgewing blootgestel nie, maar die sade word nog steeds deur die hokvlerke bedek. Die sade van *L. godmaniae* is D-vormig, het 'n onegalige oppervlak (Fig. 2c) en besit 'n gemiddelde massa van 1,05 mg.

Alhoewel die grootste persentasie (39,13 %) van die sade wat in verskillende konsentriese sones beland by *L. godmaniae* nog steeds binne 0,2 m vanaf die kapsule val, is die afname in die aantal sade wat verder vanaf die kapsule beland meer geleidelik as by die eerste twee ondersoekte kapsuletipes (Fig. 3c). Die grootste afstand wat 'n saad vanaf die kapsule afgelê het, was 0,97 m. By *L. godmaniae* is die persentasie sade wat binne die eerste vyf minute vrygestel is nog steeds die grootste (63,04 %) en na 30 minute was daar geen sade in die kapsules oor nie (Fig. 4a).

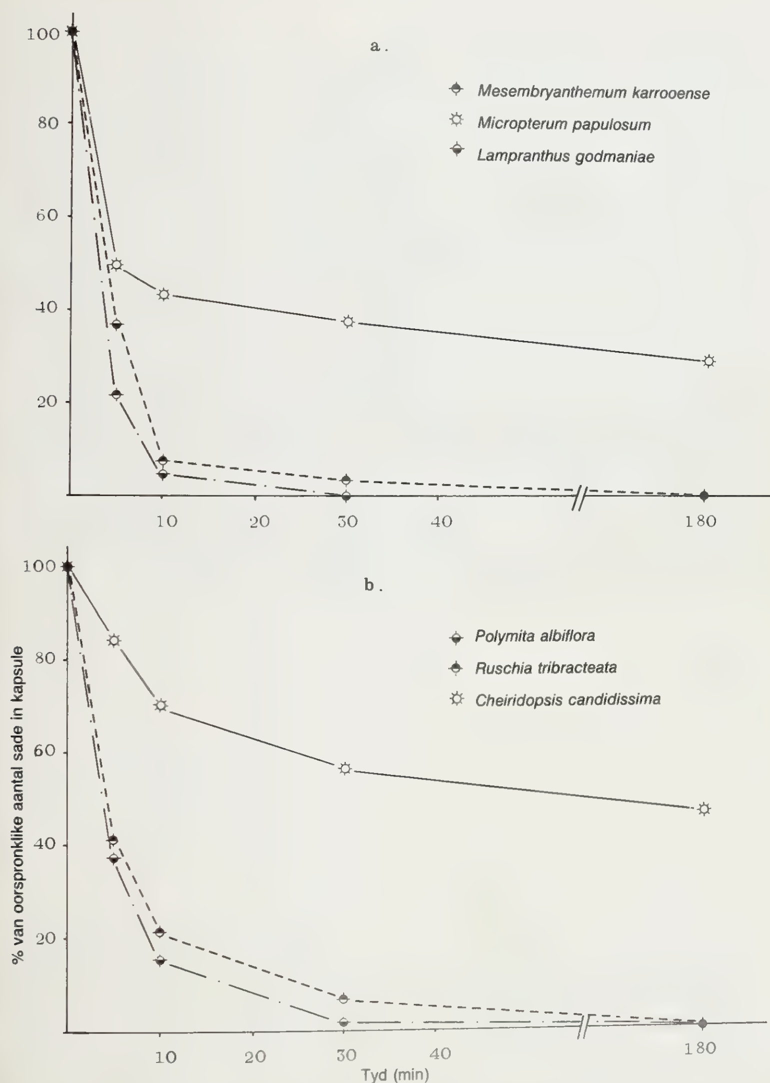


FIG. 4.

Persentasies van die oorspronklike aantal sade in 'n kapsule wat nog in die kapsule oorbly na verskillende tye van blootstelling aan vallende waterdruppels, by

a. *Mesembryanthemum karrooense; Micropterum papulosum* en *Lampranthus godmaniae*

b. *Polymita albiflora; Ruschia tribracteata* en *Cheiridopsis candidissima*

Polymita albiflora

By *Polymita albiflora* (Fig. 1d) wissel die aantal vrughokke van agt tot tien per kapsule. Die sentrale gedeelte van elke vrughok word deur hokvlerke bedek en die opening aan die buitenste rand van die vrughok word deur die plasentale knop versper. Aan die binnekant van elke klep loop die kiele gedeeltelik ewewydig aan mekaar en divergeer dan skielik van mekaar. Duidelike klepvlerke kan aan die kleppe waargeneem word. Die sade is peervormig met 'n effens geriffelde oppervlak (Fig. 2d) en besit 'n gemiddelde massa van 0,11 mg. Hierdie sade word in die vrughokke ingesluit deur die hokvlerke asook die plasentale knoppe en lê dus selfs wanneer die klepvlerke oopvou, nie aan die omgewing blootgestel nie.

'n Ondersoek van die eksperimentele resultate (Fig. 3d en 4b) van *Polymita albiflora* toon aan dat die grootste persentasie (39,13 %) van die sade wat in 'n 0,2 m konsentriese sone beland het, nie meer binne 0,2 m vanaf die kapsule geval het nie maar wel van > 0,2 m tot 0,4 m vanaf die kapsule. Die afstand wat die verste saad vanaf die kapsule bereik het, was 0,99 m. Die tempo van saadvrystelling was nog die hoogste binne die eerste vyf minute van die eksperiment toe 63,35 % van die totale aantal sade vrygestel is. Ten spyte daarvan dat 'n groter persentasie van die sade vir 'n langer tyd in die kapsule teruggehou is as by *Lampranthus godmaniae* en *Mesembryanthemum karrooense*, het daar geen sade na afloop van die eksperiment (drie uur) in die kapsule oorgebly nie.

Ruschia tribracteata

Die kapsule van *Ruschia tribracteata* (Fig. 1e) stem baie met dié van *Polymita albiflora* ooreen. Elkeen van die vyf vrughokke word in die sentrale gedeelte deur hokvlerke bedek en die opening van die vrughok aan die buitenste rand word deur goed-ontwikkelde, naastenby driehoekige plasentale knoppe versper. Die kiele aan die binnekant van die kleppe divergeer van mekaar en geen klepvlerke kom voor nie. Die sade is naastenby peervormig en besit 'n onegalige oppervlak (Fig. 2e). Die massa van die sade is gemiddeld 0,12 mg.

In die geval van *Ruschia tribracteata* is gevind (soos by *Polymita albiflora*) dat die grootste persentasie (25,00 %) van die sade wat in 'n 0,2 m konsentriese sone beland het, van > 0,2 tot 0,4 m vanaf die kapsule te lande gekom het, maar dat 'n aansienlike persentasie (21,43 %) van die sade van > 0,4 tot 0,6 m vanaf die kapsule beland het (Fig. 3e). By *R. tribracteata* het altesame 14,29 % van die sade verder as 1 m vanaf die kapsule te lande gekom en die verste saad is 1,41 m vanaf die kapsule gevind. Wanneer die tempo van saadvrystelling by *R. tribracteata* nagegaan word, word opgemerk dat die sade meer geleidelik uit die kapsule vrygestel is as in die vorige gevalle (Fig. 4b). Nogtans is gevind dat die kapsules na afloop van die eksperiment nie meer sade bevat het nie.

Cheiridopsis candidissima

Die kapsules van *Cheiridopsis candidissima* (Fig. 1f) kan as 'n veelhokkige variasie van dié van *Ruschia tribracteata* beskou word. By die kapsules van *C. candidissima* kom van 16 tot 20 vrughokke voor. Aan die bokant van elke vrughok kom die hokvlerke voor wat effens na buite uitgestulp is. Die opening aan die buitenste rand van elke vrughok word deur 'n groot plasentale knop versper. Aan die binnekant van elke klep verloop die kiele gedeeltelik ewewydig aan mekaar en wyk dan van mekaar uit. Elke kiel loop uit in 'n naaldvormige klepvlerk. Die sade van *C. candidissima* is naastenby peervormig met 'n gladde oppervlak (Fig. 2f) en besit 'n gemiddelde massa van 0,17 mg.

By *Cheiridopsis candidissima* is gevind (Fig. 3f) dat die grootste persentasie (24,64 %) van die sade wat in 'n 0,2 m konsentriese sone beland het, van > 0,4 tot 0,6 m vanaf die kapsule beland het en dat die persentasie sade wat binne die eerste 0,2 m vanaf die kapsule te lande gekom het, relatief laag was. Die afstand wat die verste saad van *C. candidissima* vanaf die kapsule afgelê het, was 1,98 m. Dit is die grootste afstand wat by enige van die ondersoekte soorte aangetref is. Die tempo waarteen die sade by *C. candidissima* vrygestel is, was heelwat laer as by die voorafgaande gevalle en na afloop van die eksperiment was daar nog 47,79 % van die oorspronklike aantal sade in die kapsule oor (Fig. 4b).

Higrochasie word as een van die antitelechoriese saadverspreidingsmeganismes beskou waar die verhindering van saadverspreiding veral ten opsigte van tyd plaasvind (Zohary, 1937, 1962; Sohary & Fahn, 1941; Van der Pijl, 1972). By die Mesembryanthemaceae blyk dit egter asof meganismes om saadverspreiding te bevorder en te verhinder dikwels by dieselfde plantsoort aanwesig is. By die primitiewe kapsuletipes, byvoorbeeld *Mesembryanthemum karrooense*, is gevind dat die grootste persentasie van die sade direk om die kapsule versprei is, maar die meeste sade is binne 'n baie kort tydperk uit die kapsule vrygestel. Alhoewel die saad by hierdie soorte ook slegs tydens 'n reënbui versprei kan word, is dit moontlik dat al die sade van een kapsule binne 'n enkele reënbui versprei kan word. Namate die kapsules meer gevorderd raak en hokvlerke en plasentale knoppe voorkom, byvoorbeeld by *Polymita albiflora*, *Ruschia tribracteata* en *Cheiridopsis candidissima*, verander die saadverspreidingspatroon heeltemal. Alhoewel hierdie plantsoorte nog steeds antitelechories is, verhoog strukture soos hokvlerke en plasentale knoppe waarskynlik die afstande waaroor saadverspreiding plaasvind. Aan die ander kant verlaag die voorkoms van hierdie strukture die tempo waarteen die sade uit die kapsule vrygestel word. Dit is dus onwaarskynlik dat hierdie kapsules tydens een reënbui al hulle sade sal vrystel.

Lockyer (1932) het reeds aangetoon dat nadat die hokvlerke van die kapsules van *Bergeranthus scapigerus* sowel as van *Dorotheanthus bellidiformis* verwyder is, die sade nie meer so ver vanaf die kapsule deur vallende waterdruppels uitgestrooi word as wanneer die hokvlerke nog teenwoordig is nie. Alhoewel daar dikwels beweer word (Ihlenfeldt, 1971; Volk, 1961) dat die plasentale knoppe in

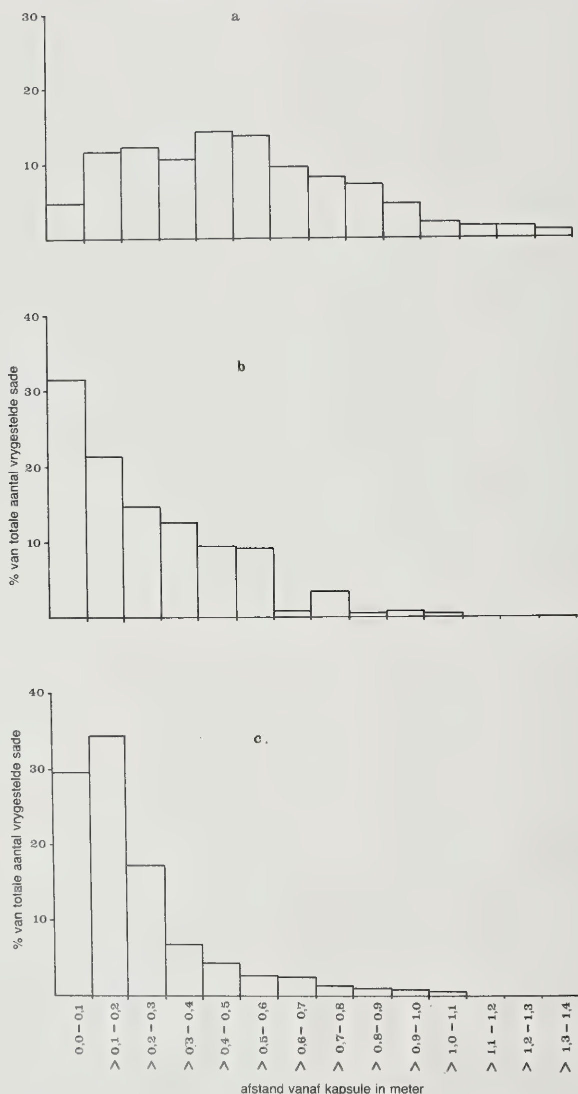


FIG. 5.

Persentasies van die vrygestelde sade wat in 0,1 m konsentriese sones vanaf die kapsules van *Cheiridopsis candidissima* beland, by

a. "normale kapsule"
b. kapsule sonder plasentale knoppe en
c. kapsule sonder hokvlerke

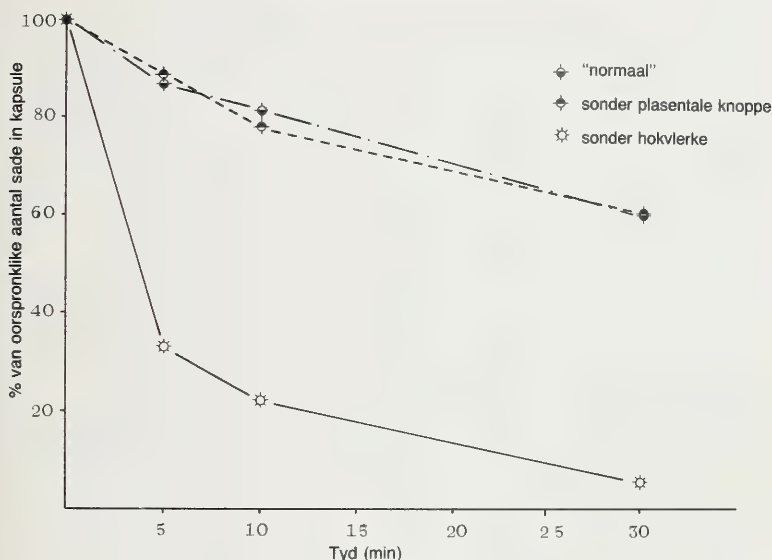


FIG. 6.
Persentasies van die oorspronklike aantal sade in 'n kapsule wat nog in die kapsules van *Cheiridopsis candidissima* oorbly na verskillende tye van blootstelling aan vallende waterdruppels, by
''normale kapsule''
kapsule sonder plasentale knoppe en
kapsule sonder hokvlerke

hierdie opsig dieselfde funksie as die hokvlerke verrig, is daar geen direkte eksperimentele gegewens om hierdie bewering te staaf nie. Kapsules van *Cheiridopsis candidissima* is derhalwe geneem en in hierdie opsig ondersoek.

In die geval van die ''normale kapsule'' van *Cheiridopsis candidissima* het die grootste persentasie van die vrygestelde sade (14,21 %; Fig. 5a) wat in enige van die konsentriese sones beland het van > 0,5 tot 0,6 m vanaf die kapsule te lande gekom. Die verste saad het in die > 1,3 tot 1,4 m sone beland. Gedurende die hele uitspattingsperiode is in totaal 39,29 % (Fig. 6) van die sade uit die kapsules vrygestel.

By kapsules van *Cheiridopsis candidissima* waarvan die plasentale knoppe verwyder is, is gevind dat die grootste persentasie van die vrygestelde sade (31,68 %; Fig. 5b) binne 0,1 m vanaf die kapsule te lande gekom het en meer as die helfte van die sade wat vrygestel is (52,80 %), het binne 0,2 m vanaf die kapsule beland. Die afstand wat die verste saad vanaf die kapsule bereik het, was

nie meer as 1,1 m nie. In totaal is 39,19 % (Fig. 6) van die oorspronklike aantal sade in die kapsule vrygestel.

In die geval waar die hokvlerke verwyder was, is gevind dat die grootste persentasie van die vrygestelde sade (34,45 %; Fig. 5c) wat in enige van die konsentriese sones beland het, tussen > 0,1 en 0,2 m vanaf die kapsule te lande gekom het en altesame 64,15 % van die sade wat vrygestel was, het binne 0,2 m vanaf die kapsule beland. Die persentasie van die oorspronklike aantal sade wat vrygestel is, was 98,68 % en 66,22 % van die oorspronklike aantal sade is binne die eerste vyf minute vrygestel (Fig. 6).

Hierdie resultate demonstreer dus duidelik dat die aanwesigheid van die plasentale knoppe sowel as die hokvlerke 'n toename in die afstand wat die sade vanaf die kapsule versprei word, teweegbring. Ten spyte daarvan dat die persentasie sade wat binne die verskillende tydsintervalle vrygestel is by die "normale kapsule" en dié waar die plasentale knoppe verwyder is, effens verskil het, het daar na die 30 minute blootstellingstyd bykans dieselfde persentasie van die oorspronklike aantal sade in die kapsules oorgebly. Die plasentale knoppe dra dus waarskynlik nie wesenlik daartoe by dat die sade vir 'n langer tyd in die kapsules ingesluit bly nie. In teenstelling hiermee dui die resultate van die kapsules waar die hokvlerke verwyder is aan dat die tempo van saadvrystelling grootliks deur die aanwesigheid van hokvlerke vertraag word.

Garside en Lockyer beweer in 1930 dat hulle van mening is dat die hokvlerke nie sal verhoed dat al die sade binne 'n enkele reënbui uit 'n kapsule vrygelaat word nie. In 1932 beklemtoon Lockyer hierdie bewering: "That the wings are a device for preventing all the seeds from becoming dispersed in one shower I do not believe. Experimentally a capsule has been emptied (except for 8 seeds) in ten minutes when the drops were falling at the rate of forty per half-minute, so that a heavy storm of rain should accomplish the same result in much less time". In die eksperiment waarna Lockyer (1932) verwys, het hy met 'n kapsule van *Bergeranthus scapigerus* geëksperimenteer en het die waterdruppels wat op die kapsule geval het 'n radius van 2,69 mm gehad. Wat hierdie outeurs egter skynbaar nie in ag geneem het nie was dat die intensiteit van die waterdruppels wat hulle tydens die eksperiment gebruik het, baie hoër was as wat normaalweg, selfs tydens 'n swaar donderstorm, in die natuur ondervind word. So kan bereken word dat indien daar vir tien minute lank, 80 druppels per minuut val, soos wat tydens Lockyer se eksperiment die geval was, is die volume van hierdie druppels naastenby 65 228 mm^3. Al hierdie druppels het tydens die eksperiment op naastenby dieselfde plek geval. Gestel die oppervlakte waarop die druppels geval het, was 100 mm^2 dan sal die 800 waterdruppels gelykstaande aan 'n reënbui van 652 mm wees. Hierdie syfer is vier keer die reënvalsyfer wat 'n gebied soos die Namakwalandse Gebroke Veld, waar baie van die Mesembryanthemaceae voorkom, gemiddeld in een jaar ontvang. Die hoeveelheid reën wat dus benodig word om al die sade uit die kapsule van *Bergeranthus scapigerus* vry te stel, is dus meer as wat normaalweg

binne 'n enkele reënbui val. Gevolglik sal daar normaalweg slegs 'n gedeelte van die sade van 'n kapsule met hokvlerke binne 'n enkele reënbui vrygestel word.

Nie alleen was die intensiteit van die waterdruppels wat Lockyer (1932) tydens sy eksperiment gebruik het, baie hoër as wat normaalweg ondervind word nie, maar die grootte van die waterdruppels was ook baie groter as dié van normale reëndruppels. Volgens Saville en Hayhoe (1978) breek groot reëndruppels naamlik tydens hul val uiteindelik op in druppels met 'n deursnee van minder as 2,2 mm. Hulle beweer dat 'n waterdruppel met 'n deursnee van 4 mm binne 0,5 m se vrye val 'n snelheid van 3 $m.s^{-1}$ bereik en dat daardie druppel reeds feitlik twee maal soveel momentum besit as 'n druppel met 'n deursnee van 2,5 mm wat grenssnelheid bereik het. Aangesien Lockyer (1932) tydens sy eksperiment van druppels met 'n deursnee van 5,38 mm gebruik gemaak het, was die momentum van daardie druppels nadat hulle deur 1,75 m geval het (soos in sy eksperimente) baie groter as dié van die meeste reëndruppels. 'n Groot persentasie van die Mesembryanthemaceae kom in winterreënvalstreke voor waar swaar donderstorms selde ondervind word en die reën gewoonlik sag is. Hierdie inligting maak dit dus in 'n verdere opsig onwaarskynlik dat die sade van een kapsule, wat hokvlerke besit, binne 'n enkele reënbui vrygestel sal kan word.

Die kapsule van *Micropterum papulosum* is in sekere opsigte relatief primitief en in ander opsigte weer relatief gevorderd. Waarskynlik as gevolg van die afwesigheid van hokvlerke en plasentale knoppe word gevind dat die sade nie baie ver vanaf die kapsule uitgestrooi word nie. Die voorkoms van saadsakkies by *M. papulosum* is egter 'n gevorderde kenmerk (Schwantes, 1952). Alhoewel die saadsakkies by hierdie spesie nog swak ontwikkel is en die sade nie volkome in die saadsakkies ingesluit word nie is die saadsakkies in staat om 'n sekere persentasie van die sade in die kapsule terug te hou.

Daar kan 'n verband aangetoon word tussen die vorm en oppervlakskulptuur van die saad van 'n spesie aan die een kant en die gemiddelde afstand van saadverspreiding van 'n spesie aan die ander kant. By die soorte waar die grootste persentasie van die sade binne 0,2 m vanaf die kapsule te lande gekom het (Fig. 3a, b en c), naamlik *Mesembryanthemum karrooense*, *Micropterum papulosum* en *Lampranthus godmaniae* is die sade min of meer D-vormig, terwyl die oppervlak van die sade baie onreëlmatig is (Fig. 2a, b en c). By die groep waar die grootste persentasie van die sade verder as 0,2 m vanaf die kapsule te lande gekom het (Fig. 3d, e en f), naamlik *Polymita albiflora*, *Ruschia tribracteata* en *Cheiridopsis candidissima* is die sade min of meer peervormig en die oppervlak redelik glad (Fig. 2d, e en f). Alhoewel die massas van laasgenoemde drie spesies se sade kleiner as dié van eersgenoemde drie spesies se sade is, is daar geen direkte verband tussen die gemiddelde massa van 'n spesie se saad en die afstand van verspreiding nie. Naas die vorm en massa van sade, kan aanvaar word dat die geometrie van die vrughokke ook 'n belangrike invloed op die afstand waarheen sade uitgestrooi word, moet uitoefen.

Die afstand wat die verste saad in hierdie eksperimente vanaf die kapsule te lande gekom het, kan nie as die verspreidingsgrens van die spesie in die natuur beskou word nie. In hierdie eksperimente het die waterdruppels 'n deursnee van 2,9 mm gehad. Nadat hierdie druppels 2 m geval het, het die druppels nog nie hulle grenssnelheid bereik nie, met die gevolg dat 'n druppel van dieselfde grootte in die natuur waarskynlik 'n groter momentum het wanneer dit die kapsule tref en die sade sal dus waarskynlik verder deur so 'n druppel uitgestrooi word. Volgens Saville en Hayhoe (1978) het die meeste reëndruppels egter 'n deursnee van minder as 2,2 mm wanneer hulle die aarde tref. In die natuur word die snelheid van vallende reëndruppels egter dikwels deur turbulensie vertraag sodat die druppels nie noodwendig hul grenssnelheid bereik het wanneer hulle die kapsule tref nie. Wind veroorsaak ook dikwels dat die druppels skuins val waardeur die doeltreffendheid van die reëndruppels verlaag (of soms moontlik verhoog) kan word (Saville & Hayhoe, 1978).

Wanneer hierdie eksperimenteel-verkreë waardes met toestande in die veld vergelyk word, moet die hoogte waarop die kapsules gedra word ook in ag geneem word. By *Micropterum papulosum* word die kapsules byvoorbeeld plat teen die grondoppervlak gedra, terwyl die kapsules van *Polymita albiflora* van 0,1 tot 0,3 m hoog gedra word. 'n Toename in hoogte van die kapsule vanaf die grondvlak sal daartoe bydra dat die sade verder uit die kapsule gestrooi word.

Higrochasie is 'n seldsame verskynsel in die planteryk en is tot die dorre wêrelddele beperk (Zohary, 1937; Zohary & Fahn, 1941; Stopp, 1958; Van der Pijl, 1972). Die belang van die higrochastiese openingsmeganisme van die kapsules van die Mesembryanthemaceae moet gesien word in die lig van die klimatologiese toestande waaronder hierdie plante groei. Gedurende die droë somermaande bly die sade in die vrugte ingesluit en word sodoende teen meganiese beskadiging beskerm. Eers wanneer die reënseisoen in die herfs aanbreek, kan die sade deur reëndruppels uit die vrugte vrygestel word. Die primitiewe tipe kapsule sonder hokvlerke of saadsakkies, kan moontlik in een reënbui leeggemaak word, maar die meer gevorderde tipes vrugte word meer geleidelik en in opeenvolgende reënbuie leeggemaak. Die kans van oorlewing is derhalwe beter in die gevorderde groepe, aangesien minder sade op 'n keer vrygestel word en al die saailinge nie tot niet sal gaan as ongunstige toestande die reënbui opvolg nie.

Opsomming

Die afstand sowel as die tempo van saadverspreiding is by ses verskillende spesies ondersoek. Hierdie spesies het 'n reeks gevorm van soorte met 'n primitiewe tipe kapsule, waar geen hokvlerke of plasentale knoppe voorkom nie, deur 'n soort waar slegs hokvlerke voorkom na soorte met 'n gevorderde tipe kapsule, waar beide hokvlerke en plasentale knoppe voorkom. Die gemiddelde afstand van saadverspreiding neem van die primitiewe na die gevorderde soorte

kapsules toe, terwyl die tempo van saadvrystelling afneem. Ruimtelike saadverspreiding word bevorder deur die teenwoordigheid van hokvlerke sowel as plasentale knoppe, terwyl die tempo van saadvrystelling deur die teenwoordigheid van hokvlerke vertraag word.

Die morfologiese uitbeelding van die sade beïnvloed ook die saadverspreidingsvermoë van 'n spesie. By die soorte waar die grootste persentasie van die sade baie naby aan die kapsule te lande kom is die sade meer hoekig en die oppervlak is baie onreëlmatig. By die soorte waar die sade gemiddeld verder vanaf die kapsule te lande kom, is die vorm van die sade baie meer vaartbelyn en die oppervlak is relatief glad.

By sommige spesies, byvoorbeeld *Micropterum papulosum*, word saadsakkies aangetref waarin 'n aantal sade ingesluit bly. Hierdie sade word nie maklik deur vallende waterdruppels vrygestel nie.

Bedankings

Die volgende persone en instansies word bedank: Mej. A. le Roux vir die versameling van kapsules; die Universiteit van Pretoria vir die beskikbaarstelling van fasiliteite; en Prof. N. Grobbelaar vir die lees van die manuskrip.

Literatuurverwysings

Berger, A., 1908. *Mesembryanthemen und Portulacaceen.* Stuttgart: Eugen Ulmer.

Garside, S. and Lockyer, S., 1930. Seed dispersal from the hygroscopic fruits of *Mesembryanthemum. Ann. Bot.* **44:** 639–655.

Ihlenfeldt, H. D., 1959. Über die Samentaschen in den Früchten der Mesembryanthemen. *Ber. dt. bot. Ges.* **72:** 333–342.

Ihlenfeldt, H. D., 1971. Some aspects of the biology of dissemination of the Mesembryanthemaceae. In: Herre, H., *The genera of the Mesembryanthemaceae.* Cape Town: pp. 28–34. Tafelberg-uitgewers.

Kerner von Marilaun, A., 1891. *Pflanzenleben*. Zweiter Band. *Die Geschichte der Pflanzen*. Leipzig: Bibliographisches Institut.

Lockyer, S., 1932. Seed dispersal from hygroscopic *Mesembryanthemum* fruits *Bergeranthus scapigerus* Schw. and *Dorotheanthus bellidiformis* N.E. Br. with a note on *Carpanthea pomeridiana* N.E. Br. *Ann. Bot.* **46:** 323–342.

Marloth, R., 1894. On the means of distribution of seeds in the South African flora. Presidential address to the S.A. Phil. Soc. August 1894.

Marloth, R., 1913. *The Flora of South Africa*. Vol. 1, p. 204. London: William Wesley & Son.

Rösch, Margaretha W., 1977. *Enkele plantekologiese aspekte van die Hester Malan-natuurreservaat.* M.Sc.-verhandeling. Pretoria: Universiteit van Pretoria.

Saville, D. B. O. and Hayhoe, H. N., 1978. The potential effect of drop size on efficiency of splash-cup and springboard dispersal devices. *Can. J. Bot.* **56:** 127–128.

Schwantes, G., 1952. Die Früchte der Mesembryanthemaceae. *Mitt. bot. Mus. Univ. Zürich.* **193:** 1–38.

Steinbrinck, C., 1883. Über einige Fruchtgehäuse die ihre Samen infolge von Benetzung freilegen. *Ber. dt. bot. Ges.* **1:** 339–348.

STOPP, K., 1958. Die verbreitungshemmenden Einrichtungen in der Südafrikanischen Flora. *Bot. Stud., Jena* **8:** 1–103.

STRAKA, H., 1955. Anatomie und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Früchten paraspermer Mesembryanthemen. *Nova Acta Leipoldina* **17:** 127–190.

VAN DER PIJL, L., 1972. *Principles of dispersal in higher plants.* Berlin: Springer Verlag.

VOLK, O. H., 1961. Flowers and fruit of the Mesembryanthemums. In: Jacobsen, H., *A handbook of succulent plants*. Vol. 3. London: Blandford Press.

WINKLER, D. G., 1957. Bydrae tot die kennis van *Micropterum* Schwant.—subgenus *Aethephyllum* (N.E. Br.) Schwant. *Jl S. Afr. Bot.* **23:** 19–37.

ZOHARY, M., 1937. Die Verbreitungsökologischen Verhältnisse der Pflanzen Palästinas. 1. Die antitelechoristischen Erscheinungen. *Beih. bot. Zbl.* **56:** 1–155.

ZOHARY, M., 1962. *Plant life of Palestine, Israel and Jordan.* New York: Ronald Press.

ZOHARY, M. and FAHN, A., 1941. Anatomical-carpological observations in some hygrochastic plants of the oriental Flora. *Pales. J. Bot. Jerusalem Ser.* **2:** 125–131.